

УДК 593.195 + 578.086.3

О РОДЕ NOSEMA (MICROSPORIDIA)
В СВЯЗИ С НОВЫМИ ДАННЫМИ ПО ЖИЗНЕННОМУ ЦИКЛУ
МИКРОСПОРИДИИ N. MESNILI

© Ю. Я. Соколова, И. В. Исси

Длительными наблюдениями, проведенными на Северо-Западе России за природными популяциями капустной белянки *Pieris brassicae* L. и ее паразита — микроспоридии *Nosema mesnili*, установлено массовое появление на пиках эпизоотий другого вида — *Thelohania mesnili*. Предположение, что микроспоридия *N. mesnili* имеет два типа спорогонии (с образованием *Nosema*-подобных 2-ядерных одиночных спор и *Thelohania*-подобных 1-ядерных октоспор, заключенных в спорофорные пузырьки), подтверждается ультратонким строением стадий спорогонии, типичным для *Vairimorpha*, и иммунологическими данными.

Необычайно редкое появление в цикле *N. mesnili* октоспор (через 4–8 лет), не характерное для *Vairimorpha*, возможно отражает один из путей видообразования внутри рода *Nosema* и раскрывает вероятность отнесения к этому роду видов микроспоридий со сложным циклом, но с подавленным октоспоровым этапом развития.

Микроспоридия *Nosema mesnili* (Paillot, 1918) и ее хозяин — капустная белянка *Pieris brassicae* были объектами многолетних наблюдений в природных условиях Северо-Запада России. В период пиков эпизоотий, вызванных этой микроспоридией, отмечено массовое появление другого вида — *Thelohania mesnili* Paillot, 1924. Тот факт, что второй вид не был выявлен в периоды между пиками эпизоотий ни у своего хозяина, ни у сопутствующих ему насекомых того же биоценоза, позволил предположить, что микроспоридия *N. mesnili* имеет более сложный жизненный цикл, чем это предполагалось ранее (Соколова и др., 1988), и включает две спорогонии с образованием одиночных 2-ядерных спор (моноспоровый этап) и одноядерных октоспор в спорофорных пузырьках (октоспоровый этап).

В данной работе представлены результаты свето- и электронно-микроскопических исследований микроспоридий *N. mesnili* и *Th. mesnili*, которые вместе с ранее проведенными иммунологическими тестами (Sokolova e. a., 1993; Sokolova, Entzeoth, 1995) подтверждают наше предположение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Гусениц капустной белянки собирали из природных популяций вредителя в Латвии и Ленинградской обл. в августе–сентябре 1992 г. Зараженных гусениц 4–5-го возрастов и куколок гомогенизировали в стеклянном гомогенизаторе, гомогенат фильтровали через фильтровальную бумагу и центрифугировали

в градиенте сахарозы при 2000 об./мин (200 g). Слой зрелых спор концентрировался между 1.5 и 2 М уровнями плотности сахарозы.

Мазки органов зараженных гусениц фиксировали метанолом и красили азур-эозином по Гимза или железным гематоксилином по Гейденгайну. Живые споры изучали, используя фазово-контрастный микроскоп.

Для электронной микроскопии зараженных гусениц препарировали, маленькие (1–2 мм³) кусочки слюнных желез, кишечника или осадок, содержащий споры, фиксировали 2 %-ным раствором глутаральдегида, затем 1 %-ным раствором четырехокси осмия (оба раствора готовили на 0.1 М какодилатном буфере). Образцы обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации, затем в чистом ацетоне и заключали в эпон-аралдит. Ультратонкие срезы окрашивали 2 %-ным водным раствором уранил-ацетата и цитратом свинца, а затем просматривали в электронный микроскоп Hitachi 300.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Световая и электронная микроскопия

Были изучены стадии спорогонии *Th. mesnili* (этап цикла с образованием октоспор) и некоторые особенности морфогенеза стадий моноспорового этапа, не рассмотренные в предыдущей работе (Соколова и др., 1988).

Моноспоровый этап. При переходе от мерогонии к спорогонии цитоплазматическая мембрана поздних меронтов – ранних споронтов формирует трубковидные выросты, диаметром 0.2–0.5 мкм и до 10 мкм длины, содержащие материал умеренной электронной плотности (см. рисунок, 1; вкл.). На определенном этапе сеть трубочек окружает клетки паразитов, сильно изменяя структуру цитоплазмы клетки хозяина и образуя вокруг паразитов электронно-прозрачные участки. К началу формирования аппарата экстрезии на стадии споробласта трубочки исчезают (2–4).

Скопления узких пузырьков, диаметром 30–50 нм (структура, рассматриваемая как аппарат Гольджи – Takvorian, Cali, 1994), видны в цитоплазме споронтов и споробластов (2–4). Аппарат Гольджи принимает участие в формировании как витков полярной трубки (2, 4), так и полярного якорного диска (3). Зачаток полярного диска размещается в самой крупной цистерне аппарата Гольджи. Роль микротрубочек, по-видимому, заключается в транспортировке зачатков полярной трубки к местам их окончательной локализации (2).

Октоспоровый этап. Изучены только стадии спорогонии, все они имеют одиночные ядра. Самой ранней из изученных стадий был одноядерный споронт, имеющий размеры 3.9–4.1 мкм. Он заключен в оболочку спорофорного пузырька (предположительно оболочку мерогонального плазмодия), полость которого заполнена фибриллярным секретом (5). Ядро каждого споронта делится трижды и он дает начало 8 одноядерным споробластам (8). Развитие споробластов в каждом пузырьке происходит синхронно (6–8). В ядре образуются 2–4 хромосомы (6). Спорофорные пузырьки заполнены секретом, состоящим из фибрилл, диаметром 20–25 нм. По мере созревания споробластов количество секрета уменьшается (5–9), стенка споробластов утолщается, образуя эндоспору. Яйцевидные споры 4–6 × 2–3 мкм (живые), имеют толстую до 180 нм эндоспору и относительно тонкую (до 80 нм) изофилярную полярную трубку, свернутую в 15–17 витков, расположенных в 2 слоя (9). Толстая оболочка, мешающая проникновению фиксатора, не дала возможности изучить другие детали ультраструктуры споры. Оболочка спорофорного пузырька очень нежная и разрушается сразу после созревания спор (8, 9).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ультратонкое строение микроспоридии

Мы остановимся только на некоторых деталях строения стадий ноземного, диплокариотического, этапа развития микроспоридии *N. mesnili*, ранее не рассмотренных нами.

Наличие у диплокариотических меронтов и споронтов электронноплотных выростов (tubular network, или finger-like projections), занимающих значительную часть цитоплазмы клетки хозяина, известно для многих микроспоридиозных инвазий (Takvorian, Cali, 1983; Darwish e. a., 1989; Lee, Anstee, 1992). Дервиш с соавторами выявили зависимость тубулярной сети от концентрации ионов Ca^{++} (подобно микротрубочкам), а также динамичность этой структуры. Они предположили, что тубулярная сеть – это индуцируемая паразитами структура клетки хозяина, участвующая в ионном и молекулярном обменах. Два факта, выявленных нами, противоречат идее принадлежности структуры клетке хозяина: 1 – трубочки представляют собой выросты плазматической мембраны споронта и 2 – структура оболочек трубочек и мембраны споронта практически идентична.

На наш взгляд, тубулярные образования имеют паразитарное происхождение. По-видимому, они вовлечены в процессы модификации клетки хозяина, необходимые для успешного размножения и развития паразитов, и играют важную роль в паразито-хозяйинных отношениях.

Морфология и размеры спор октоспорового этапа цикла, а также форма секреторных гранул (episporal inclusions) в полости спорофорного пузырька ближе таковым *Vairimorpha plodiae*, чем других видов этого же рода (Pilleu, 1976; Malone, Canning, 1982; Moore, Brooks, 1992, 1994). Впрочем, упомянутые признаки весьма сходны между собой у всех ваириморф.

Таким образом, ультратонкая морфология стадий ноземного и октоспорового этапов жизненного цикла микроспоридии *Nosema mesnili* соответствуют современным представлениям об особенностях развития микроспоридий рода *Vairimorpha*.

Систематическое положение *Nosema mesnili*

В этом столетии у капустной белянки описаны 3 вида микроспоридий, из них 2 отнесены к роду *Nosema*, один – к роду *Thelohania* (Paillot, 1918, 1924). Пероральное заражение гусениц капустной белянки всегда было успешным при использовании спор *Nosema* и не удавалось со спорами *Thelohania*. Основываясь на том, что заражение гусениц микроспоридией *Th. mesnili* обычно отмечалось одновременно с их заражением браконидом *Apanteles glomeratus*, Пайо (Paillot, 1924) предположил, что микроспоридия распространяется в природных популяциях хозяина с помощью энтомофага. Блунк (Blunk, 1954, 1956) высказал мнение, что *Th. mesnili* имеет другого хозяина и только случайно заражает капустную белянку.

Nosema mesnili – обычный, широко распространенный паразит капустной белянки по всему прибалтийскому региону (Lipa, 1963). Кроме основного хозяина в природе заражаются также другие белянки – *P. rapae* и *P. pari*, их энтомофаги и гиперпаразиты (Исси, 1984). Многолетние наблюдения (1961–1984 гг.) за природными популяциями паразита и хозяина показали, что естественная зараженность капустной белянки в Ленинградской обл. колеблется в пределах 8–100 %.

В результате ежегодного анализа огромного по объему материала мы получили факты, не укладывающиеся в существующие для *Th. mesnili* представления: 1 – *Th. mesnili* появлялась всегда внезапно через 4–8 лет (1961–1962, 1966–1967, 1975, 1979, 1983–1984, 1992–1993 гг.) сразу у 70–100 % насекомых на пике эпизоотии,

вызванной *N. mesnili*; 2 – массовое появление этой микроспоридии падало на конец вегетационного сезона (август–сентябрь) и на поколение белянки, уходящее в диапаузу; 3 – период ее появления совпадал обычно с массовым заражением белянки апантелесом, однако *Th. mesnili* встречалась у особей, как зараженных, так и незараженных браконидом; 4 – *Th. mesnili* практически не встречалась в „чистом” виде, но всегда с *N. mesnili*; 5 – апантелес, развившийся в гусеницах, зараженных *Th. mesnili*, никогда не был заражен этим видом микроспоридии.

Все это позволило нам предположить наличие у *N. mesnili* сложного жизненного цикла с двумя спорогониями и образованием двух типов спор. Иммунофлуоресцентным и иммунологическим тестами выявлена сильная перекрестная реакция между спорами двух типов (Sokolova e. a., 1993; Sokolova, Entzeroth, 1995), которая послужила весомым доказательством в пользу принадлежности спор одному виду.

Сомнений в принадлежности *N. mesnili* к роду *Nosema* до последнего времени ни у кого не возникало. Более того, на основании серии успешных экспериментальных заражений гусениц различных „диких” чешуекрылых, включая капустную белянку, микроспоридией *N. bombycis* (типовым видом рода), а также морфологического сходства спор этих видов, возникла идея об идентичности *N. mesnili* и *N. bombycis* (Machai, 1957). Следует отметить и ультраструктурное сходство *N. mesnili* с другими близкими *N. bombycis* видами (Соколова и др., 1988).

Октоспоровый этап жизненного цикла *N. mesnili* и представителей рода *Vairimorpha* сходен как по морфологическим признакам, так и по тенденции развития „октоспоровых” форм при пониженных температурах (Pilleu, 1976). В то же время совершенно не типичны для вида рода *Vairimorpha*: 1 – образование октоспор через несколько лет, а не ежегодно при наступлении прохладного периода и 2 – отсутствие заражения хозяина октоспорами, о жизнеспособности и инвазионности которых свидетельствует массовый выброс полярных трубок.

Наши представления о роде *Nosema*

Nosema bombycis, Naegeli, 1857 типовой вид рода *Nosema* и самая первая из описанных микроспоридий. Этот вид также относится к наиболее полно изученным микроспоридиям, что объясняется его большим практическим значением.

По мере развития представлений об этой группе организмов и совершенствования методик исследований диагноз рода претерпевал изменения. В монографии Вейзера (Weiser, 1961) он сформулирован как „микроспоридии, образующие в конце жизненного цикла одиночные споры без спорофорной вакуоли”. Современный диагноз рода включает также такие его особенности, как развитие в прямом контакте с цитоплазмой клетки хозяина, наличие диплокариона на всем протяжении развития, диспоробластическая спорогония с образованием одиночных спор (Cali, 1971; Sprague, 1977). Виды этого рода паразитируют у животных разного систематического положения от одноклеточных до высших позвоночных, включая человека. Наиболее широко они распространены у наземных насекомых, относящихся к отрядам прямокрылых Orthoptera, жуков Coleoptera и чешуекрылых Lepidoptera.

В 60-е года род *Nosema* стал самым представительным по числу включенных в него видов. Электронно-микроскопические исследования сделали явным его сборный характер. Так, вскоре из него были выделены роды с одиночными ядрами – *Encephalitozoon* (Cali, 1971) и *Nosemoides* (Vinckier, 1975). Затем у ряда микроспоридий были описаны сложные циклы развития, включающие, кроме октоспорового этапа, стадии с диплокариотическим аппаратом и образованием *Nosema*-подобных спор. Поэтому значительное число видов, ранее входивших

в род *Nosema*, было отнесено к новым родам – *Vairimorpha* (из чешуекрылых Lepidoptera), *Burenella* (из перепончатокрылых Hymenoptera). *Amblyospora*, *Parathelohania* (из двукрылых Diptera) (Pilleary, 1976; Jouvenaz, Hazard, 1978; Hazard, Oldacre, 1975).

Однако и в современном диагнозе рода *Nosema* отсутствуют многие характеристики, широко используемые в диагнозах других родов, такие, например, как ультраструктура полярной трубки, поляропласта, экзоспоры или морфология клеточных оболочек меронта и споронта. Также не оценены с позиций таксономии особенности паразито-хозяйинных отношений микроспоридий с клеткой хозяина: наличие секрета, выделяемого паразитом; особенности патологии клетки на ранних этапах развития паразитов.

Использование некоторых из перечисленных нами ультраструктурных признаков позволило нам обосновать новый род *Anncaliia* и вывести за пределы рода *Nosema* еще два вида (Исси и др., 1993).

На фоне морфологического единообразия оставшихся видов гетерогенность рода *Nosema* продолжает проявляться при их изучении различными современными методами. Так, микроспоридии родов *Nosema* и *Thelohania*, выделенные из чешуекрылых, отличаются от видов этих же родов из двукрылых или жуков по электрофоретической подвижности белков, полученных из гидрофобных экстрактов спор (Fowler, Reeves, 1974). Моноклональные антитела, полученные к полипептидам экзоспоры нескольких энтомопатогенных видов, не давали перекрестной реакции между *Nosema locustae* и видами рода *Nosema* из чешуекрылых (Irbi e. a., 1986). Секвенированием рибосомальных RNA (методом, используемым для установления родства между таксонами микроорганизмов) выявлено родство между ноземами из прямокрылых и двукрылых и их тесная родственная связь с видами родов *Amblyospora* и *Parathelohania*, имеющих сложные циклы развития, включающие ноземный этап. Ноземы из чешуекрылых имеют более высокий коэффициент сродства с ваириморфами, чем с ноземами из других групп насекомых (Baker e. a., 1994). Анализ хромосомных ДНК методом пульс-электрофореза в агарозном геле показал отличие кариотипов нозем из Orthoptera от кариотипов нозем из Lepidoptera. Кроме того, и ультраструктурные особенности многих видов рода *Nosema*, паразитирующих в жуках, двукрылых или прямокрылых насекомых иные, чем у видов этого же рода из чешуекрылых.

Выявление у *N. mesnili* второй, октоспоровой, спорогонии представляет большой теоретический интерес. Во-первых, исчезновение октоспорового этапа в жизненном цикле микроспоридии на 4–8 лет говорит о возможности длительного развития вида без этого этапа. Возможно, в этом случае мы наблюдаем промежуточный этап „перехода” вида из одного рода в другой, демонстрирующий один из путей видообразования внутри рода *Nosema*. Во-вторых, на основе анализа современных литературных и собственных материалов мы можем представить род *Nosema* как совокупность видов, ранее имевших сложные циклы развития, но постепенно утерявших гаплофазу и октоспоровый этап развития. Вероятно, именно утратой части сложного жизненного цикла можно объяснить родственные связи отдельных групп видов рода *Nosema* с разными родами микроспоридий.

Для подтверждения правильности этого предположения необходимы дополнительные исследования видов, входящих в род *Nosema*.

Авторы выражают свою признательность заведующему лабораторией электронной микроскопии ВНИИСХМ д-ру В. К. Лебскому и его сотрудникам за помощь в проведении электронно-микроскопических исследований.

Исследования частично поддержаны грантом РФФИ 96–04–48578.

Список литературы

- Исси И. В. Микроспоридии фауны СССР. Биология, экология, систематика // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. ВИЗР. 1984. 462 с.
- Исси И. В., Крылова С. В., Николаева В. М. Строение микроспоридии *Nosema meligethi* и выделение нового рода *Annkaliia* // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 2. С. 127–134.
- Соколова Ю. Я., Тимошенко С. А., Исси И. В. Морфогенез и ультраструктура стадий жизненного цикла *Nosema mesnili* Paillot (Microsporidia, Nosematidae) // Цитология. 1988. Т. 30, вып. 1. С. 26–33.
- (Соколова) Sokolova J. J., Issi I. V., Entzeroth R. One more „Nosema” with two types of sporogony // Abstr. Int. Cong. Protozool. Berlin, 1993. P. 120.
- (Соколова) Sokolova J. J., Entzeroth R. Morphological and immunological studies on Microsporidia: antigen properties of *Nosema mesnili* spores // Arch. Protistenkd. 1995. Bd 145. S. 100–104.
- Baker M. D., Vossbrink C. R., Maddox J. V., Undeen A. H. Phylogenetic relationships among Vairimorpha and Nosema species (Microspora) based on ribosomal RNA sequence data // J. Invertebr. Pathol. 1994. Vol. 64. P. 100–106.
- Blunck H. Mikrosporidien bei *Pieris brassicae* L., ihren Parasiten und Hyperparasiten // Z. Ang. Entomol. 1954. Bd 36. S. 316–333.
- Blunck H. Is there a possibility of using Microsporidia for biological control of Pieridae // Proc. of the 10th Intern. Congr. of Entomol. 1956. Vol. 4. P. 703–710.
- Cali A. Morphogenesis in the genus *Nosema* // Proc. 4-th Intern. Colloq. Insect Pathol. Maryland. 1971. P. 25–28.
- Darwish A., Weidner E., Fuxa J. Vairimorpha necatrix in adipose cells of *Trichoplusia ni* // J. Protozool. 1989. Vol. 36. P. 308–311.
- Fowler J. L., Reeves E. L. Detection of relationships among microsporidian isolates by electrophoretic analysis: hydrophobic extracts // J. Invertebr. Pathol. 1974. Vol. 23. P. 3–12.
- Hazard E. I., Oldacre S. W. Revision of Microsporidia (Protozoa), close to Thelohania with description of one new family, eight new genera, and thirteen new species // US Dep. Agr. Techn. Bull. ARS. 1975. N 1530. P. 1–104.
- Irby W. S., Huang Y. S., Kawanishi C. Y., Brooks W. M. Immunoblot analysis of exospore polypeptides from some entomophilic microsporidia // J. Protozool. 1986. Vol. 33. P. 14–20.
- Jouvenaz D. P., Hazard E. I. New family, genus, and species of microsporidia (Protozoa: Microsporidia) from tropical fire ant, *Solenopsis geminata* (Fabr.) (Insecta: Formicidae) // J. Protozool. 1978. Vol. 25. P. 24–29.
- Lee M. J., Anstee J. H. An ultrastructural study on stages in the life cycle of a microsporidian parasite (Microspora: Nosematida) in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) // J. Invertebr. Pathol. 1992. Vol. 59. P. 271–279.
- Lipa J. J. Studia inwazjologiczne i epizootiologiczne nad kilkoma gatunkami pierwotniakow z rzedu Microsporidia pasozytujacymi w owadach // Pr. nauk. Inst. ochr. rosl. (Poznan). 1963. N 5. P. 103–165.
- Machay M. Z. Occurrence of the *Nosema bombycis* Naegeli among wild Lepidoptera // Folia Entom. Hungaria. 1957. Vol. 10. P. 359–363.
- Malone L. A., Canning E. U. Fine structure of *Vairimorpha plodiae* (Microspora, Burenelliidae), a pathogen of *Plodia interpunctella* (Lepidoptera, Phycitidae) and infectivity of the dimorphic spores // Protistologica. 1982. Vol. 4. P. 503–516.
- Moore C. B., Brooks W. M. An ultrastructural study of *Vairimorpha necatrix* (Microspora: Microsporidia) with particular reference to episporontal inclusions during octosporogony // J. Protozool. 1992. Vol. 39. P. 392–398.

- Moore C. B., Brooks W. M. An ultrastructural study of the episporal inclusions produced during octosporogony by five species/isolates of *Vairimorpha* (Microsporida: Microsporidia) // J. Invertebr. Pathol. 1994. Vol. 63. P. 197–206.
- Paillot A. Deux Microsporidies nouvelles parasites des chenilles de *Pieris brassicae* // C. r. Soc. Biol. 1918. Vol. 81. P. 66–68.
- Paillot A. Sur la transmission des maladies a Microsporidies chez les insectes // C. r. Soc. Biol. 1924. Vol. 90. P. 504–506.
- Pilley B. M. A new genus *Vairimorpha* (Protozoa, Microsporidia) for *Nosema necatrix* Kramer 1965: pathogenicity and life cycle in *Spodoptera exempta* (Lepidoptera: Noctuidae) // J. Invertebr. Pathol. 1976. Vol. 28. P. 177–183.
- Sprague V. Characterization and composition of the genus *Nosema* // Misc. Publ. Entomol. Soc. Am. 1977. Vol. 11. P. 5–16.
- Takvorian P., Cali A. Appendages associated with *Glugea stephani*, a microsporidian found in flounder // J. Protozool. 1983. Vol. 30. P. 251–256.
- Takvorian P., Cali A. Enzyme histochemical identification of the Golgi apparatus in *Glugea stephani* (Microsporidia) // J. Eucar. Microbiol. 1994. Vol. 41. P. 64S–65S.
- Vinckier D. *Nosemoides* gen. n. *N. vivieri* (Vinckier, Devauchelle, Prensier, 1970) comb. nov. (Microsporidie) etude de la differentiation sporoblastique et genese des differentes structures de la spore // J. Protozool. 1975. Vol. 22. P. 170–184.
- Weiser J. Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten // Monogr. angew. Entomol. 1961. Bd 1. S. 1–149.

Всероссийский НИИ защиты растений
Санкт-Петербург, Пушкин, 189620

Поступила 20.12.1996

ON THE GENUS NOSEMA (MICROSPORIDIA) IN RELATION TO NEW DATA ON A LIFE CYCLE OF THE MICROSPORIDIA *N. MESNILI*

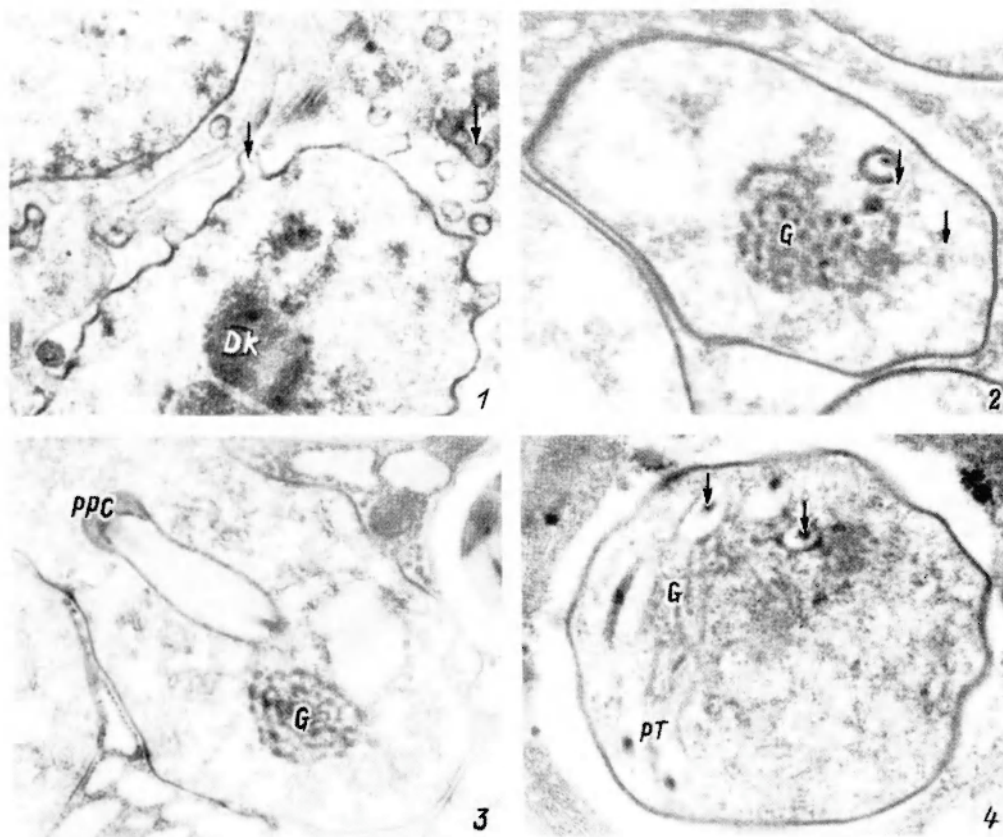
Yu. Ya. Sokolova, I. V. Issi

Key words: Microsporidia, *Nosema*, *Vairimorpha*, life cycle.

SUMMARY

While a long term observation of the *Nosema mesnili* infections in the *Pieris brassicae* natural populations in the North-Western Russia a regular massive occurrence (once in 4–8 years) of another microsporidia, *Thelohania mesnili*, was revealed. It is supposed, that the life cycle of *Nosema mesnili* consists of 2 sequences of a development dispalying in the foration of either *Nosema*-like binuclear single spores or *Thelohania*-like mononuclear octospores enclosed in sporophorous vesicles. Merogony-sporogony stages of the *Nosema* form and sporogony stages of the *Thelohania* form were studied. An ultrastructural analysis of the octosporal sequence showed its resemblance to the respective stage of the life cycle in *Vairimorpha* species. The light and electron microscopic data together with immunological tests conducted earlier give a basis for a transferring of *Nosema mesnili* to the genus *Vairimorpha*. An occasional appearance of octospores, that is not typical for the *Vairimorpha*, indicates a possible way of the origin of the genus *Nosema* from genera posessing two types of sporogony.

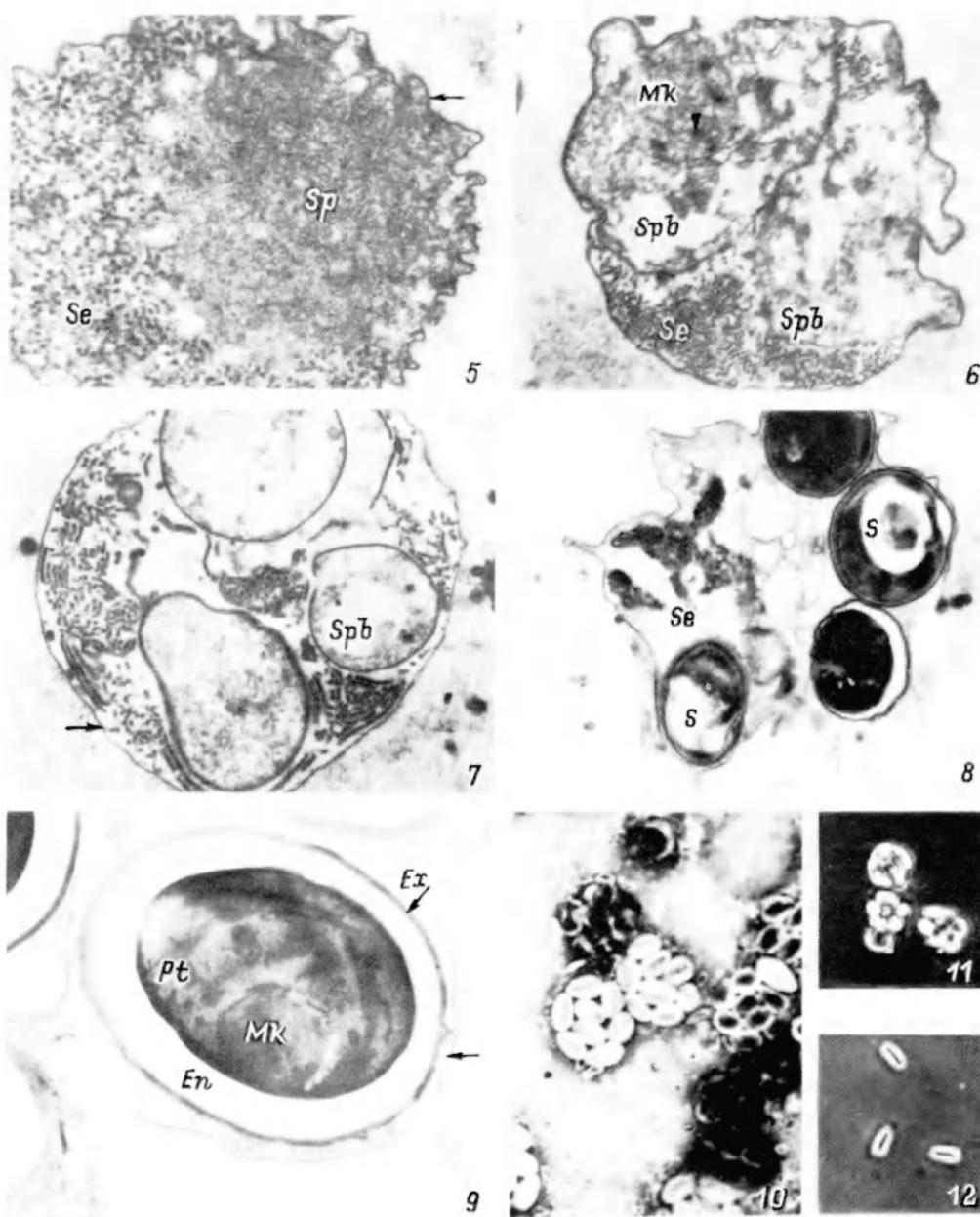
Вклейка к ст. Соколова и др.



Особенности ультратонкой организации стадий моноспорового этапа.

1 — строение цитоплазматической мембраны раннего споронта; стрелка — место отхождения тубулярного секрета от клетки паразита; DK — диплокарион, 25 000 X; 2 — аппарат Гольджи в молодом споробласте; G — аппарат Гольджи; стрелки — микротрубочки, 37 000 X; 3 — споробласт с зачатком полярного якорного диска; PPC — полярный якорный диск, 29 000 X; 4 — споробласт, формирующий зачатки полярной трубки, PT — зачатки полярной трубки, 37 500 X.

Peculiarities of an ultrafine structure of stages in the monospore sequence.



(Продолжение рисунка)

Строение стадий спорогонии октоспорового этапа развития.

5 — споронт в оболочке спорофорного пузырька; Sp — споронт, стрелка — оболочка спорофорного пузырька, 11 400 ×; 6 — два споробласта в пузырьке; Spb — споробласт; Mk — монокарион; Se — секрет, 11 400 ×; 7 — спорофорный пузырек с синхронно развивающимися споробластами, 11 400 ×; 8 — зрелые споры в спорофорном пузырьке, 11 400 ×; 9 — зрелая спора; En — эндоспора; Ex — экзоспора; стрелка — оболочка спорофорного пузырька, 11 400 ×; 10 — октоспоры, окрашенные железным гематоксилином, 1000 ×; 11 — октоспоры в фазово-контрастном микроскопе, 1250 ×; 12 — моноспоры в фазово-контрастном микроскопе, 1250 ×.

A structure of stages in the octospore sequence.